Zur Kenntnis der Conjugation bei *Spirogyra*

von

Prof. Dr. **G. Haberlandt** in Graz.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 6. Juni 1890.)

Der schon so oft untersuchte Conjugationsvorgang bei *Spirogyra* ist, soweit es sich um die Copulation der beiden Gameten handelt, in der Hauptsache genügend erforscht. Aus den Untersuchungen von de Bary, Strasburger, Schmitz und Overton geht hervor, dass dabei ausser dem Cytoplasma auch die beiden Zellkerne mit einander verschmelzen und dass bei manchen Arten auch eine Vereinigung der Chlorophyllbänder zu Stande kommt. Dagegen ist der Conjugationsvorgang nach einer anderen Seite hin, was nämlich die gegenseitige Beeinflussung der sich zur Copulation anschickenden Zellen betrifft so gut wie noch gar nicht studirt worden. Man weiss noch sehr wenig über die den eigentlichen Conjugationsprocess vorbereitenden und sicher stellenden physiologischen Vorgänge. Eine der wichtigsten Fragen in dieser Hinsicht ist die, wieso es kommt, dass die beiden Copulationsschläuche mit solcher Sicherheit aufeinander treffen und dass sie überhaupt an den einander zugekehrten Seiten der betreffenden Fäden auswachsen. Über diesen Punkt liegen meines Wissens bisher bloss einige beiläufige Bemerkungen von Overton[1] vor. Derselbe sah, dass besonders bei *Sp. communis* und einigen verwandten Arten die Copulationsfortsätze häufig von einem Bakterienkranze umgeben waren und folgerte daraus die „wahrscheinliche Absonderung eines Stoffes", welcher auf die Fortsätze einen richtenden Einfluss

---

[1] Über den Conjugationsvorgang bei *Spirogyra*, Ber. d. deutschen bot. Gesellschaft, 6. Jahrg., 1888. S. 68 ff.

ausüben dürfte. Dass ein derartiger Nachweis des Chemotropismus der Copulationsschläuche auf schwachen Füssen steht, bedarf keiner näheren Begründung. Overton wirft ferner die Frage auf, „ob nicht die Entstehung der Fortsätze überhaupt durch eine solche Wechselwirkung der beiden Fäden verursacht wird“; er gelangt aber in dieser Hinsicht zu keiner bestimmten Ansicht.

Die vorliegende Arbeit soll nun einen Beitrag zur Lösung dieser und einiger anderer hieher gehöriger Fragen liefern. Die Beobachtungen, welche ihr zu Grunde liegen, wurden in den Monaten April und Mai an einer im Aquarium des botanischen Institutes kultivirten Species angestellt, welche ich als *Sp. quinina* bestimmt habe. Die Zellen dieser *Spirogyra* besitzen ein einziges Chlorophyllband, welches 2—4 Umgänge zeigt. Der Zellkern liegt excentrisch, und zwar meist der Innenseite des Chlorophyllbandes an[1], worauf bereits Strasburger[2] aufmerksam gemacht hat. Die den weiblichen Fäden angehörigen copulirenden Zellen sind meist etwas kürzer als die rein vegetativen Zellen und oft auch etwas aufgedunsen. Übrigens war in ein und demselben Faden die Länge und die Form der copulirenden Zellen oft sehr beträchtlichen Schwankungen unterworfen.

Dass die Copulationsschläuche an den einander zugekehrten Seiten der *Spirogyra*-Fäden auswachsen, wird nur verständlich, wenn man eine diesbezügliche gegenseitige Beeinflussung der beiden Fäden annimmt. Welcher Art diese Beeinflussung ist, lässt sich zwar von vorherein nicht mit Bestimmtheit sagen, doch ist es aus Analogiegründen sehr wahrscheinlich, dass es sich um eine wechselseitige chemische Reizung der copulirenden Fäden handelt. Man hätte sich also vorzustellen, dass der männliche und der weibliche Faden eine bestimmte Substanz ausscheiden, natürlich jeder eine andere, wobei die Ausscheidung seitens jedes Fadens ringsum gleichmässig vor sich

[1] Diese Lagerungsweise erinnerte mich lebhaft an das gleiche Verhalten des Zellkernes in den Stengeln und Blättern der Selaginellen. Vergl. G. Haberlandt, die Chlorophyllkörper der Selaginellen, Flora 1888, S. 300 ff.

[2] Über Befruchtung und Zelltheilung, Jena 1877, S. 5.

geht. In den derart entstehenden Diffusionszonen befinden sich dann die einander zugekehrten Seiten der Fäden an den Orten relativ stärkster Concentration und werden hier also am stärksten gereizt. So erscheint es dann auch plausibel, dass die Copulationsschläuche nur an diesen Seiten der Fäden angelegt werden. Für die Richtigkeit dieser Annahme spricht der schon von Overton angeführte Umstand, dass bei der Conjugation dreier Spirogyrafäden einzelne Zellen des mittleren Fadens, nachdem sie schon nach der einen Seite hin einen Schlauch getrieben, nachträglich auch auf der entgegengesetzten Seite einen Copulationsfortsatz ausbilden. Ebenso kommt es vor, dass, wenn zwei Fäden, welche Copulationsschläuche auf den einander zugekehrten Seiten angelegt haben, noch vor der Vereinigung durch die Wasserströmung oder auf andere Weise aus ihrer Lage gebracht werden und nun zufällig auf der anderen Seite in die Nähe eines geschlechtlich entsprechend differenzirten Fadens gelangen, — dass dann die bereits angelegten Copulationsschläuche zu wachsen aufhören und auf entsprechender Seite neue Schläuche zur Ausbildung kommen. Dieses Verhalten erinnert an eine analoge Erscheinung, welche Leitgeb[1] bei der Anlage der Rhizoiden ein *Lunularia vulgaris* beobachtet hat. In den Brutknospen dieses Lebermooses reichen die Zellen, welche zu Rhizoiden auswachsen, von der einen Seite bis zur anderen. Wenn nun unter dem Einflusse der Schwerkraft eine solche Zelle auf der erdwärts gekehrten Seite zu einem Rhizoide auszuwachsen beginnt, so kann, wenn die Anlage eine gewisse Länge noch nicht überschritten hat, ihr ferneres Wachsthum durch Umkehrung der Brutknospe sistirt und auf der andern, nunmehr erdwärts gekehrten Seite das Auswachsen eines zweiten Rhizoids veranlasst werden.

Overton glaubt auf Grund einer gleich mitzutheilenden Beobachtung annehmen zu müssen, dass die Anlegung der Copulationsschläuche nicht immer durch eine stoffliche Wechselwirkung der beiden Fäden bedingt wird. Er fand nämlich häufig einzelne Zellen, die, obgleich mit ausserordentlich langen Fortsätzen versehen, doch mit keiner anderen Zelle in Verbindung

---

[1] Botanische Zeitung 1872, S. 766.

getreten waren. Von diesen Fortsätzen scheint Overton anzunehmen, dass sie ohne Beeinflussung seitens eines Nachbarfadens entstanden sind. Diese Annahme ist aber gewiss unrichtig. Auch bei *Sp. quinina* habe ich derartige, gewissermassen vegetativ gewordene Copulationsschläuche oft genug gesehen; sie befanden sich aber an jedem Faden stets auf der gleichen Seite, woraus die vorhergegangene Beeinflussung seitens eines vor der Copulation weggeschwemmten oder sonstwie entfernten Nachbarfadens mit Sicherheit zu folgern war. Gelangt ein solcher Faden nicht wieder in geeigneter Lage in die Nachbarschaft eines neuen, geschlechtlich entsprechend differenzirten Fadens — und dies wird der gewöhnliche Fall sein — so wachsen die früher angelegten Copulationsschläuche einfach weiter, sowie ein unter dem Einfluss der Schwerkraft angelegtes Rhizoid einer Marchantia- oder Lunularia-Brutknospe am Klinostaten, welcher die Wirkung der Schwerkraft eliminirt, ungehemmt weiterwächst.

Wir gelangen jetzt zu einer anderen, gleichfalls den Ort der Anlage der Copulationsschläuche betreffenden Frage. Die Schläuche werden bekanntlich nicht bloss an den einander zugekehrten Seiten der copulirenden Fäden angelegt, sondern überdies sind die mit einander in Verbindung tretenden Schläuche jedes Zellenpaares einander ziemlich genau opponirt, wodurch das in den botanischen Lehrbüchern gewöhnlich in idealer Vollkommenheit abgebildete „leiterförmige“ Aussehen der copulirten Fäden zu Stande kommt. Diese oft in der That sehr genaue Opposition der aufeinander zuwachsenden Schläuche wäre kaum verständlich, wenn die beiden Schläuche genau zu gleicher Zeit angelegt würden. Bei *Sp. quinina* (und wahrscheinlich auch bei den übrigen Arten) ist dies nicht der Fall. Bald ist es die männliche, bald die weibliche Zelle, welche früher einen Copulationsschlauch treibt (Fig. 1). Ihm gegenüber macht sich als erste Andeutung der Anlage des correspondirenden Schlauches eine schwache locale Verdickung der Zellwand bemerkbar; die Membran erscheint hier etwas gequollen und färbt sich, sowie die Wand eines wachsenden Schlauches, mit Congoroth ziemlich stark. Die Anlegung des zweiten Schlauches erfolgt oft sehr spät, wenn der ältere Schlauch die Wand der gegenüberliegenden Zelle schon fast erreicht hat (Fig. 1 $b\,b_1$). Der Altersunterschied

zwischen den beiden miteinander bereits vereinigten Schläuchen spricht sich dann in der oft verschiedenen Länge derselben deutlich aus. Die mehr oder minder genaue Opposition der beiden Schläuche kommt hiernach wahrscheinlich dadurch zu Stande, dass der zuerst angelegte Schlauch an seinem fortwachsenden Scheitel eine bestimmte Substanz[1] ausscheidet. In der sich ausbreitenden Diffusionszone entspricht dann die dem Scheitel opponirte Membranpartie des Nachbarfadens dem Orte relativ stärkster Concentration, hier ist der chemische Reiz am grössten und tritt hier auch am frühesten auf. Die Folge davon ist, dass der correspondirende Schlauch an dieser Stelle angelegt wird.

Der Eigenwinkel, welchen die von äusseren Eingriffen unbeeinflusst fortwachsenden Copulationsschläuche mit der Fadenaxe bilden, ist ein rechter. Zwei genau opponirt angelegte Schläuche müssen einander demnach treffen, ohne dass eine weitere gegenseitige Beeinflussung nöthig wäre (Fig. 1 cc_1). Sehr häufig treten aber mehr oder minder bedeutende Abweichungen von der genau opponirten Stellung der beiden Schläuche auf, die leicht begreiflich sind, da Störungen in der normalen Ausbreitung der Diffusionszone der von der Schlauchspitze ausgeschiedenen Substanz sehr leicht eintreten können. In diesen Fällen würde die Vereinigung der correspondirenden Schläuche unmöglich sein, wenn dieselben nicht befähigt wären, entsprechende Reizkrümmungen auszuführen und so aufeinander zuzuwachsen. Von dem Auftreten solcher oft sehr ausgiebiger Reizkrümmungen, welche höchst wahrscheinlich chemotropischer Natur sind, konnte ich mich bei *Sp. quinina* oft genug überzeugen (Fig. 1 aa_1 und dd_1). Der Krümmungswinkel kann bis 90° betragen. Besonders auffallend sind diese Krümmungen, wenn, was hin und wieder vorkommt, drei Zellen mit einander copuliren. In Fig. 2 sind zwei Zellen des weiblichen mit einer Zelle des männlichen Fadens in Verbindung getreten. Die beiden Copulationsschläuche der weiblichen Zellen haben sich stark gekrümmt, um die Verbindung mit dem kürzeren

[1] Es ist dies wohl dieselbe Substanz, welche der Faden ursprünglich an seinem ganzen Umfange ausscheidet.

(jüngeren) Copulationsfortsatz der männlichen Zelle zu erreichen. Nicht selten kommt es auch vor, dass zwei benachbarte Zellen ein und desselben Fadens miteinander copuliren (Fig. 3 und 4). Die Vereinigung der Copulationsschläuche wäre in diesem Falle ganz unmöglich, wenn dieselben nicht im Stande wären, entsprechende Reizkrümmungen auszuführen.

Die Distanz, bis auf welche sich die gegenseitige Beeinflussung der Copulationsschläuche geltend macht und zu einer Ablenkung von ihrer Eigenrichtung führt, ist ziemlich bedeutend. Sie kann das Doppelte des Fadendurchmessers betragen.

Die Copulationsschläuche von *Spirogyra* zeigen nach dem Gesagten ein ähnliches Verhalten wie nach den Untersuchungen de Bary's[1] die antheridienbildenden Nebenäste der Peronosporeen und Saprolegnieen, welche sich, wenn sie in die Nähe eines Oogoniums von bestimmtem Entwicklungszustande gelangen, gegen dasselbe zu krümmen. Auch die „Anziehung“, welche die Eizellen auf die in das Oogonium eingedrungenen Befruchtungsschläuche ausüben, ist eine hieher gehörige Erscheinung. Dass es sich hierbei um eine chemische Reizwirkung handelt, ist zwar ebensowenig wie für *Spirogyra* sicher erwiesen, allein, wie auch de Bary und Pfeffer[2] annehmen, in hohem Grade wahrscheinlich.

Gelegentlich dieser Untersuchungen richtete ich meine Aufmerksamkeit auch auf die Lageveränderungen, welche der Zellkern in den zur Copulation sich anschickenden *Spirogyra*-zellen erfährt. Wie oben erwähnt wurde, liegt der Zellkern in den vegetativen Zellen dem Chlorophyllbande immer an und ist dabei in der Regel von beiden Zellenden ungefähr gleich weit entfernt. In den mit kürzeren oder längeren Copulationsschläuchen versehenen Zellen fand ich den Kern zwar nicht immer, doch in der grossen Mehrzahl der Fälle im Innern des Schlauches oder wenigstens in der Basis desselben vor. Er liegt hier dem in

[1] Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze, IV. Reihe. 1881, S. 90 ff.

[2] Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize, Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen, I. B., S. 469.

den Schlauch hineingezogenen Ende oder auch einer Schleife des Chlorophyllbandes an (Fig. 3, 4, 5, 7—10). Diese Lage des Kernes erinnert lebhaft an das gleiche Verhalten desselben bei der Entstehung und dem Wachsthum der Wurzelhaare[1] und bildet ein neues Beispiel für den von mir ausgesprochenen Satz, dass sich der Kern meist in grösserer oder geringerer Nähe derjenigen Stelle befindet, an welcher das Wachsthum der Zelle am lebhaftesten vor sich geht oder am längsten andauert. Die Lage des Kernes erweckt in dem vorliegenden Falle desshalb ein doppeltes Interesse, weil der Ort der Neubildung, nämlich des Copulationsschlauches, erwiesenermassen durch einen äusseren Reiz bestimmt wird. Geht aber die unmittelbare Anregung zur Bildung und zum Wachsthum des Copulationsschlauches von dem seine ursprüngliche Lage entsprechend verändernden Kerne aus, so liegt die Vermuthung nahe, dass die chemische Reizwirkung, welche von den Nachbarfäden, beziehungsweise dem älteren, correspondirenden Copulationsschlauche ausgeübt wird, vorerst zu einer chemotaktischen Bewegung des Zellkernes[2] führt, welcher dann erst secundär das Auswachsen des Copulationsschlauches folgen würde, und zwar an der Stelle, wohin sich der Zellkern in Folge der chemischen Reizung begeben hat. Eine kritische Besprechung dieser Annahme gehört allerdings nicht mehr in den Rahmen dieser Abhandlung.

Dass der frühzeitige Eintritt der Zellkerne in die Copulationsschläuche in Bezug auf ihre spätere Verschmelzung von einigem Vortheil sein dürfte, mag nebenbei noch bemerkt werden.

In den dichten Watten, welche unsere *Spirogyra* im Aquarium bildete, konnte man sehr häufig männliche Fäden beobachten, deren copulirende Zellen, nachdem ihre Schläuche sich mit denen

---

[1] Vergl. G. Haberlandt, Über die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena 1887; S. 45 ff.

[2] Von einer solchen Bewegung würde man auch dann sprechen dürfen, wenn die Bewegung des Zellkernes keine active, sondern eine passive sein sollte. In analoger Weise darf man auch die unter dem Einfluss des Lichtes stattfindenden Ortsveränderungen der Chlorophyllkörner als phototaktische Bewegungen im weiteren Sinne des Wortes bezeichnen.

der weiblichen Fäden bereits vereinigt hatten, noch vor der Auflösung der Scheidewände abgestorben waren. Die entsprechenden Zellen des weiblichen Fadens blieben dabei allem Anscheine nach vollkommen gesund. Dass wirklich nur die copulirenden Zellen der männlichen Fäden abstarben, konnte fast immer daraus mit Sicherheit erschlossen werden, dass in den betreffenden Fadenpaaren die Conjugation stellenweise normal vor sich gegangen war, so dass der weibliche Faden bereits einige Zygoten enthielt. Bemerkenswerth ist, dass nur solche Zellen des männlichen Fadens zu Grunde gingen, welche Copulationsschläuche getrieben hatten, während die dazwischen befindlichen vegetativen Zellen am Leben blieben. Die Ursache des Absterbens konnte nicht eruirt werden. So viel ist jedenfalls sicher, dass bei unserer Species die copulirenden Zellen der männlichen Fäden, und nur diese, gewissen schädlichen Einflüssen[1] gegenüber viel empfindlicher sind, als die vegetativen und weiblichen Zellen.

Interessant war nun das weitere Verhalten der weiblichen Zellen. In diesen unterblieb nämlich ausnahmslos die plasmolytische Contraction der Plasmakörper; es kam niemals zur Ausbildung von Gameten. Ebensowenig wurde die zwischen den Copulationsschläuchen befindliche Scheidewand aufgelöst. Dieselbe wölbte sich vielmehr nach aussen (d. h. in den Copulationsschlauch der todten männlichen Zelle hinein) vor und so wuchs der Schlauch der weiblichen Zelle noch eine Zeitlang weiter, wobei er oft eine sehr beträchtliche Länge erreichte. (Fig. 5 u. 9.) Letzteres war namentlich dann der Fall, als die betreffenden Fäden in eine Nährstofflösung[2] gebracht wurden. Die Copulationsschläuche übertrafen schliesslich die Länge der betreffenden Zellen um ein Beträchtliches, waren oft unregelmässig gekrümmt, selbst schraubig gewunden, und manchmal auch zu grossen Blasen angeschwollen. Fast ausnahmslos war in ihnen der Zellkern enthalten. Das in den Schläuchen befindliche Endstück des Chlorophyllbandes zeigte bisweilen 1—2 Windungen. Ein Theilungsvorgang, wobei der Schlauch von dem

---

[1] Möglicherweise handelt es sich hier um einen nur die männlichen Zellen befallenden Parasiten.

[2] Dieselbe besass die von Sachs in seinen „Vorlesungen", II. Aufl., S. 266 angegebene Zusammensetzung.

eigentlichen Zellleibe durch eine Querwand abgetrennt worden wäre, fand niemals statt.

Dieselben Wachsthumserscheinungen liessen sich übrigens auch an den Copulationsschläuchen solcher Fäden beobachten, bei denen die Conjugation vor der Verwachsung der Schläuche durch eine passive Lageveränderung der Fäden unmöglich gemacht worden war. (Fig. 6, 7 und 8.)

Aus der Thatsache, dass nach vorzeitigem Absterben der männlichen Zellen die Contraction der weiblichen Protoplasten ausnahmslos unterbleibt und die betreffenden Zellen nunmehr rein vegetativ weiterwachsen, ergibt sich mit Nothwendigkeit die Schlussfolgerung, dass der plasmolytische Vorgang, welcher zur Ausbildung der weiblichen Gamete führt, eine unmittelbare Reizerscheinung ist. Der auslösende, höchst wahrscheinlich chemische Reiz geht von der männlichen Zelle aus. Dem auf eine frühere Reizwirkung hin erfolgten Auswachsen des Copulationsschlauches folgt also nicht mit innerer Nothwendigkeit, beziehungsweise als Nachwirkungserscheinung, die Contraction des weiblichen Protoplasten, die Gametenbildung. Es ist hiezu vielmehr ein direkter Reiz erforderlich, entweder die Fortdauer der früheren Reizwirkung, welche die Schlauchbildung zur Folge hatte, oder was vielleicht wahrscheinlicher ist, der Eintritt einer neuen Reizwirkung.

Ob umgekehrt auch die Contraction des Plasmakörpers der männlichen Zelle als Folge einer directen Reizung seitens der weiblichen Zelle eintritt, lässt sich auf Grund der beobachteten Thatsachen nicht mit Bestimmtheit sagen. Bei dem Umstande, dass die geschlechtliche Differenzirung der Gameten bei *Spirogyra* noch wenig ausgesprochen ist, darf man es wohl als wahrscheinlich annehmen, dass eine solche Reizwirkung in der That stattfindet.

Eine der besprochenen analoge Erscheinung ist die bekannte Thatsache, dass bei den Orchideen die vollständige Ausbildung der Samenknospen, die Anlegung des Embryosackes, sowie die Entwicklung des Eiapparates erst durch die Bestäubung angeregt wird.[1] Die in die Fruchtknotenhöhlung hinabgewachsenen Pollen-

---

[1] Vergl. Strasburger, Über Befruchtung und Zelltheilung, S. 29.

schläuche üben auf die noch unentwickelten Samenknospen einen bestimmten (chemischen?) Reiz aus, ohne den die Ausbildung weiblicher Sexualzellen unterbleibt.

Ich fasse die hauptsächlichsten Ergebnisse der vorliegenden Arbeit in folgende Punkte zusammen:

1. Die einander correspondirenden Copulationsschläuche von *Spirogyra quinina* werden nicht gleichzeitig angelegt. Der ältere Schlauch bestimmt, höchst wahrscheinlich durch chemische Reizung, den Ort der Anlage des ihm correspondirenden Schlauches. So kommt es, dass die Schläuche einander meist ziemlich genau opponirt sind.

2. Ist die Opposition keine genaue, so führen die Schläuche entsprechende Reizkrümmungen aus, um aufeinander zu treffen. Voraussichtlich handelt es sich hiebei um chemotropische Krümmungen.

3. Die Kerne der conjugirenden Zellen treten in der Regel schon frühzeitig in die wachsenden Copulationsschläuche ein.

4. Die Contraction des Protoplasten der weiblichen Zelle, beziehungsweise seine Umgestaltung zur Gamete, ist die Folge einer directen Reizwirkung seitens der männlichen Zelle. Stirbt letztere vorher ab, so wächst der Copulationsschlauch der weiblichen Zelle noch eine Zeitlang vegetativ weiter und kann dabei eine beträchtliche Länge erreichen.

Erklärung der Abbildungen.

Vergrösserung rund 250.

Fig. 1. Zwei copulirende Fäden von *Spirogyra quinina*. Die einander correspondirenden Copulationsschläuche sind ungleich lang, respective alt. Bei $b\ b_1$ und $c\ c_1$ sind sie einander genau opponirt. Bei *a* und *d* mussten die Schläuche wegen nicht genauer Opposition Reizkrümmungen ausführen.

„ 2. Copulation einer männlichen *(m)* mit zwei weiblichen Zellen $(w\ w_1)$ Die Copulationsschläuche der letzteren haben Reizkrümmungen ausgeführt.

„ 3. Copulation zweier benachbarter Zellen desselben Fadens. Die Zellkerne befinden sich in den Copulationsschläuchen.

„ 4. Zwei zur Conjugation sich anschickende Zellen desselben Fadens Die Copulationsschläuche wachsen nach scharfer Krümmung aufeinander zu.

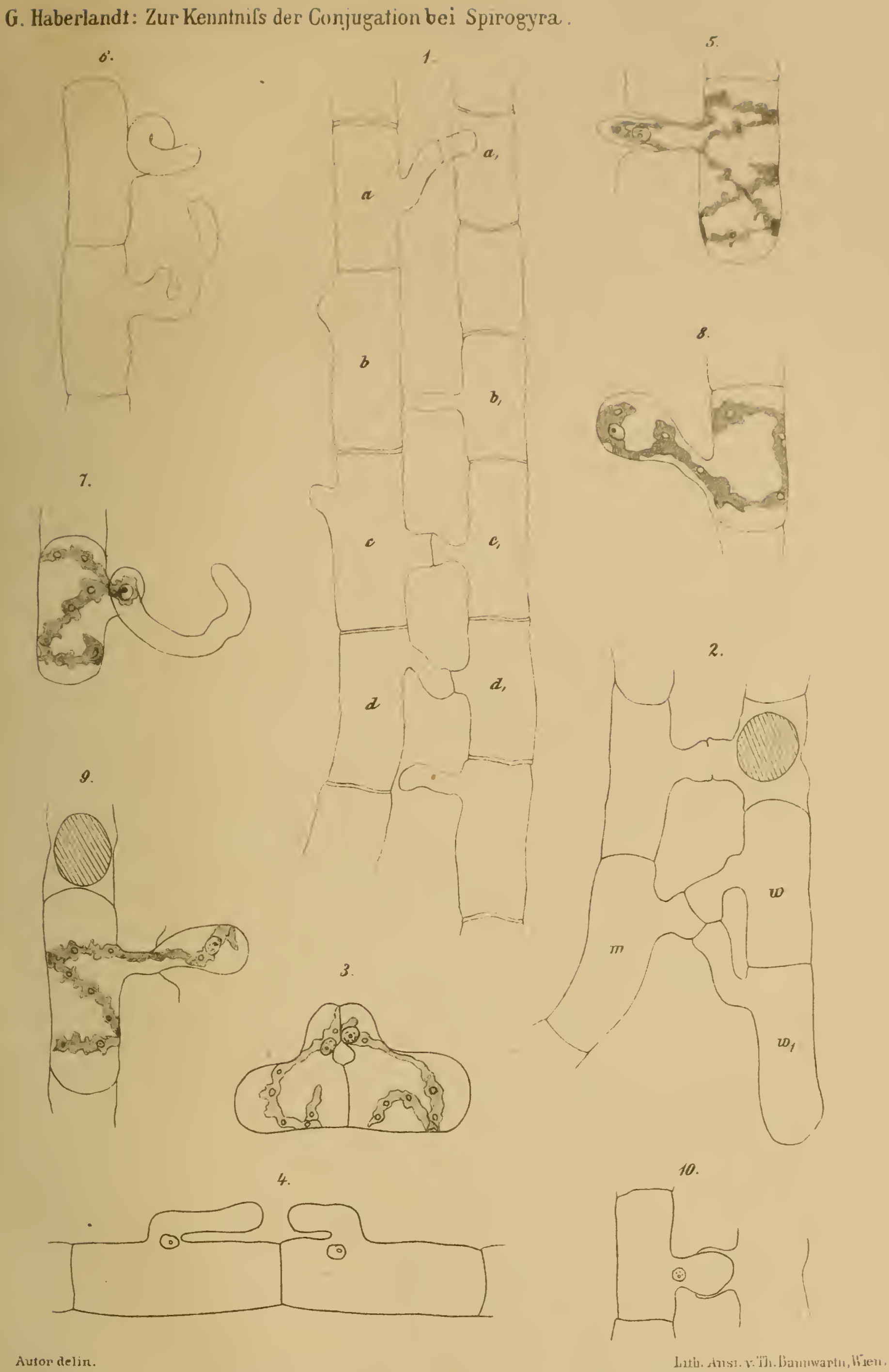
„ 5. Weibliche Zelle, deren Copulationsschlauch nach dem Absterben der männlichen Zelle weiterwächst.

„ 6 und 7. Ältere Copulationsschläuche nach unterbliebener Conjugation.

„ 8 und 9. Blasig angeschwollene Copulationsschläuche, die Zellkerne enthaltend.

„ 10. Blasiger Copulationsschlauch einer weiblichen Zelle nach dem Absterben der männlichen.

G. Haberlandt: Zur Kenntnifs der Conjugation bei Spirogyra.



Autor delin.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.